Hommage del autor

(Separat-Abdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« 1883. No. 155. 156.)

6

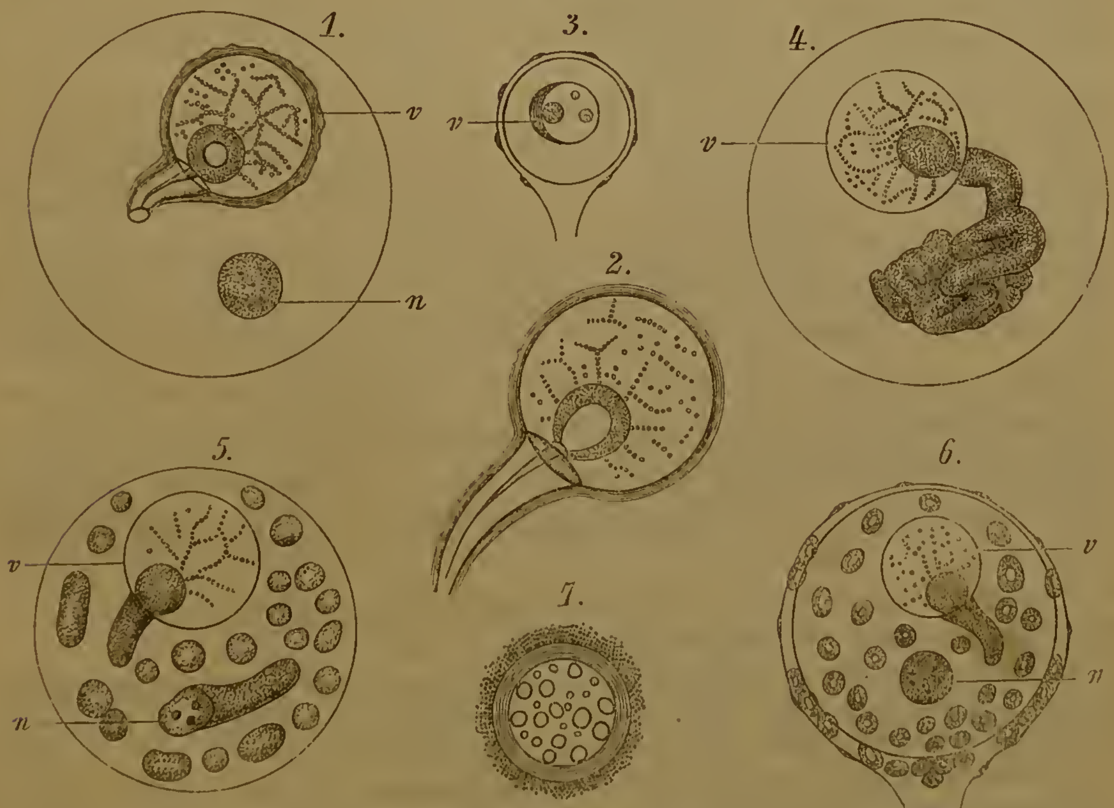
195

Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles.

Par E. G. Balbiani à Paris.

Le but de cette Note est d'appeler l'attention sur certaines particularités de structure remarquables de l'oeuf ovarien des Géophiles, qui me paraissent importantes pour la solution de plusieurs questions générales d'ovogenèse qui s'agitent aujourd'hui parmi les investigateurs: je veux parler de l'origine des cellules du follicule, ainsi que de la provenance et de la nature du corps particulier connu dans l'oeuf de quelques animaux sous le nom de noyau vitellin (Dotterkern). Ce n'est pas la première fois d'ailleurs que les oeufs de ces Myriopodes

Fig. 1—7.



sont signalés pour les faits intéressants que présente leur organisation. Dans son célèbre mémoire sur les organes générateurs et la formation des oeufs chez les animaux annelés, Lubbock avait déjà fait connaître

les particularités que présentent le vitellus et la vésicule germinative chez plusieurs espèces de Géophilides (*Arthronomalus* et *Geophilus*)[1]. J'ai fait moi-même à ce sujet plusieurs communications à l'Académie des sciences de Paris, en 1864 et 1865[2]. J'aurai l'occasion de rappeler dans le cours de ce travail les faits observés par Lubbock et par moi, en les complétant ou les rectifiant à l'aide des données nouvelles résultant des recherches plus récentes que j'ai eu l'occasion de faire sur l'oeuf des Géophiles.

Commençons par l'espèce qu'on trouve le plus communément à Paris, dans la terre des jardins, où elle se tient à une petite profondeur: c'est le *Geophilus longicornis* Leach (*Arthronomalus longicornis* de Newport et Lubbock). Les oeufs ovariens, examinés à l'état frais dans le sang de l'animal ou dans un liquide qui ne les modifie pas sensiblement, tel que l'eau salée, ne présentent, de prime abord, rien de particulier. Dans les ovules jeunes, dont le vitellus possède encore toute sa transparence primitive, on aperçoit une vésicule germinative régulièrement sphérique, comme dans tous les oeufs, et une tache de Wagner qui a la forme d'un gros globule homogène ou creusé d'un nombre variable de vacuoles claires[3]. Mais sitôt qu'on vient à ajouter une goutte d'acide acétique dilué, on observe, au moment où le vittelus commence à perdre sa transparence, un prolongement qui part de la vésicule germinative et s'avance plus ou moins loin dans le sein du vitellus (fig. 1, 2, 5, 6). Ce prolongement est d'abord pâle et peu visible, mais à mesure que le réactif fait son office, il devient de plus en plus distinct et finit par prendre un aspect brillant, qui tranche nettement sur le fond mat du vitellus environnant[4]. En examinant avec soin cet appendice de la vésicule germinative dans les différentes positions où il se présente d'un ovule à l'autre, on constate qu'il est creux et constitue une sorte de canal ou mieux d'entonnoir, car il s'insère par une base élargie sur la vésicule et s'amincit graduellement vers son extrémité libre proéminant dans le vitellus. Je désignerai ce prolongement tubulaire de la vésicule germinative sous le nom de canal ou d'en-

---

[1] John Lubbock, Notes on the Generative Organs and the Formation of the Egg in the Annulosa. Philos. Transact. 1861.

[2] Balbiani, Sur la constitution du germe dans l'oeuf animal avant la fécondation. Compt. rend. t. 58. 1864. p. 584. — Observations sur le rôle du noyau dans les cellules animales. Ibid. t. 61. 1865. p. 1173.

[3] Dans les plus jeunes ovules, de 0,010 à 0,030 mm, il y a souvent deux ou un plus grand nombre de taches germinatives rondes, de grandeur inégale, ou, plus rarement, une agrégation de petits granules au centre de la vésicule germinative.

[4] On obtient de meilleurs effets en employant, préférablement à l'acide acétique, un mélange, à parties égales, d'acide acétique et d'acide osmique à 1%, auquel on ajoute une petite quantité de sel marin. Ce mélange rend les oeufs moins granuleux que l'acide acétique dilué employé seul.

tonnoir nucléaire, en raison de ses connexions avec le nucléus de l'oeuf.

La forme et la longueur du canal nucléaire varient suivant l'âge des ovules et les différents états de son activité fonctionnelle, car il joue un rôle important dans l'ovogenèse, comme le prouvent les observations qui vont suivre. Dans les ovules de 0,05 à 0,20 mm et au delà, il se présente le plus ordinairement comme un tube assez gros et court, légèrement recourbé, dont la longueur ne dépasse généralement pas la moitié du diamètre de la vésicule germinative. Du côté du vitellus il se termine brusquement, comme coupé par un plan perpendiculaire à l'axe. Lorsque ce tube est convenablement placé, c'est-à-dire dirigé verticalement en haut ou en bas, on s'assure que l'éxtrémité terminale est percée d'une ouverture aussi large que le tube, parfaitement circulaire, dont le bord est lisse et uni (fig. 1). A son extrémité basilaire, élargie en entonnoir, le canal s'ouvre dans la cavité de la vésicule germinative par un orifice également circulaire, beaucoup plus large que l'ouverture terminale, et dont la ligne de contour est plus épaisse et plus réfringente que celle de la vésicule germinative (fig. 1, 2).

L'aspect brillant que présente le canal nucléaire, après l'action des réactifs, n'est pas seulement dû à l'épaisseur de sa paroi propre ; il résulte surtout de la présence d'une couche mince de plasma vitellin dense qui, après avoir revêtu la surface extérieure de la vésicule germinative, se prolonge sur le canal en s'amincissant graduellement vers son extrémité libre (fig. 2). Cette couche plasmique est ordinairement homogène, sans délimitation nette avec le vitellus environnant, et par suite peu visible ; d'autres fois elle est bien apparente et formée de lamelles concentriques solides, semblables à celles qu'on observe autour du noyau vitellin de l'Araignée domestique.

Dans les très jeunes ovules, de 0,010 à 0,020 mm, l'appendice de la vésicule germinative est déjà parfaitement visible à l'aide des réactifs, mais constitue plutôt un épaississement local, en forme de verre de montre, de la membrane de cette vésicule, qu'un canal proprement dit (fig. 3). Cet épaississement s'étend souvent sur toute une moitié de la circonférence de la vésicule germinative. Dans les ovules plus gros, la partie épaissie s'est accrue proportionellement plus en longueur qu'en largeur et il en résulte qu'elle occupe une étendue relativement moins grande de la surface de la vésicule que chez les ovules plus petits. Elle s'est en même temps creusée d'une cavité et ressemble à un diverticule de la vésicule germinative. Nous verrons plus loin comment s'établit son orifice extérieur.

La grosse tache germinative que l'on observe dans la plupart des ovules d'une certaine taille présente avec le canal nucléaire des rapports

intéressants. Elle est toujours rapprochée du point de la paroi de la vésicule germinative d'où naît le canal (fig. 1, 2, 4). Fréquemment même, elle est en contact avec cette région, tantôt lui étant simplement tangente, d'autres fois s'applatissant plus ou moins largement contre sa surface interne. Lorsqu'il y a plusieurs taches germinatives inégales, c'est d'ordinaire la tache principale, ou la plus grosse, qui affecte la position que nous venons de décrire, tandis que les taches plus petites, ou accessoires, occupent des situations diverses à l'intérieur de la vésicule germinative (fig. 3).

Mais il y a plus qu'un simple rapprochement de position entre la tache et le canal nucléaire. Lorsque ces parties sont bien exactement placées de profil, on voit du point de la tache situé à l'opposite du canal partir un prolongement qui traverse son orifice interne ou nucléaire et pénètre dans l'intérieur du canal en suivant la direction de l'axe (fig. 1, 2). Ce prolongement du nucléole naît par une partie plus large, que l'on aperçoit assez facilement lorsque la tache n'est pas en contact immédiat avec la paroi de la vésicule, et que, pour pénétrer dans le canal, il est obligé de parcourir un court trajet dans la cavité claire et transparente de la vésicule (fig. 2). Le prolongement nucléolaire s'amincit ensuite rapidement en un filament grêle dans l'intérieur du canal, et disparaît bientôt à la vue sous la paroi de celui-ci.

De même que l'appendice de la vésicule germinative, celui de la tache m'a paru creusé intérieurement d'un canal rempli d'un liquide clair et homogène. Ils nous présentent, par leur ensemble, un système de deux tubes emboîtés l'un dans l'autre, savoir : un externe, beaucoup plus large et bien visible, en rapport avec le nucléus ou vésicule germinative, et un interne, très mince et pâle, en connexion avec le nucléole ou tache germinative [5].

Dans une Note publiée dans les Comptes rendus de 1865, t. 61, j'avais décrit les deux canaux de l'oeuf du Géophile et cherché à généraliser cette disposition par des observations faites chez d'autres espèces animales. J'avais même essayé de donner une interprétation physiologique de ce double canal du nucléus en supposant qu'il jouait le rôle d'un appareil de circulation intra-ovulaire, hypothèse vers laquelle j'inclinais d'autant plus que j'avais constaté des contractions rythmiques des vacuoles de la tache germinative, ce qui m'avait con-

[5] La constatation du canalicule interne ou nucléolaire est la seule partie délicate de ces observations, dont le reste ne présente pas de difficulté. On parvien quelquefois déjà à l'apercevoir rien que par le traitement par l'acide acétique ou mieux le mélange acéto-salin dont j'ai indiqué plus haut la composition. En faisant suivre ce traitement de l'emploi du picrocarmin, le tube intérieur se dessine en rouge vif dans l'axe du tube extérieur, dont la coloration est moins intense.

duit à comparer cet appareil de l'oeuf au système formé, chez les Infusoires, par la vésicule contractile et les canaux qui en partent pour se perdre dans le parenchyme du corps [6]. Je pense encore aujourd'hu qu'on peut considérer les deux canaux de l'oeuf du Géophile comme remplis de liquide nucléaire, mais je crois qu'il faut leur donner une autre signification que celle d'un appareil circulatoire. Pour comprendre leurs usages, il nous faut connaître d'abord quelques autres particularités que présentent les oeufs de cet animal.

Les faits que nous venons de décrire peuvent être observés en toute saison chez les jeunes femelles, dont l'ovaire ne contient que des oeufs peu développés. Mais si l'on examine les femelles adultes après la ponte, qui a lieu en juin ou juillet, on constate alors, d'un individu à l'autre, des faits variés que l'on peut saisir comme les phases successives d'un travail organique normal s'accomplissant à l'interieur des ovules destinés aux pontes prochaines. Ainsi, chez certaines femelles, l'appendice nucléaire a la forme d'un long cordon enroulé ou pelotonné diversement à son extrémité libre (fig. 4). Cette masse pelotonnée est quelquefois séparée du reste et située dans une région quelconque du vitellus, qui l'entoure de toutes parts. D'autres fois on trouve, éparses dans le vitellus, des masses cylindriques plus ou moins longues, qui sont évidemment des portions du cordon nucléaire fragmenté. Chez d'autres individus enfin, le vitellus renferme de petits corps ovalaires ou arrondis, inégaux, formés d'une substance homogène ou finement granuleuse, disseminés dans toutes les parties de l'oeuf (fig. 5). Ces petits corps résultent sans aucun doute du morcellement des fragments plus volumineux dont nous avons parlé, car ils ont exactement le même aspect que ceux-ci, et se comportent aussi d'une manière identique en présence des réactifs, notamment des solutions colorées, picrocarmin ou autres, qui teignent vivement toutes ces masses, comme elles font du cordon nucléaire lui-même.

La fragmentation du cordon nucléaire ne se produit jamais dans toute son étendue ; elle s'arrète à la partie basilaire, qui reste toujours adhérente à la vésicule germinative, quel que soit l'état de développement des oeufs. C'est ce tronçon du cordon que j'ai décrit au début comme un canal infundibuliforme ouvert par son extrémite libre dans l'intérieur du vitellus (fig. 1, 5, 6).

Si nous nous demandons maintenant quelle est la composition des

[6] Balbiani, Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux. Gazette méd. de Paris, 1865, et Comptes rendus de la Soc. de Biologie, 1864. p. 64.

petits corps arrondis qui paraissent être le dernier terme de la fragmentation du cordon nucléaire, il nous sera facile de comprendre que toutes les parties de l'oeuf participent à leur composition, d'après ce que nous avons dit plus haut de la structure de l'appendice de la vésicule germinative. En effet, nous avons vu que celui-ci était revêtu extérieurement d'une couche de protoplasma vitellin condensé à sa surface, et contenait dans son intérieur un filament provenant de la tache germinative. Les petits corps intra-vitellins renferment donc, au moins à l'état amorphe, tous les éléments d'une cellule: protoplasma, substances nucléaire et nucléolaire. L'individualisation de ces substances sous forme de parties figurées paraît s'opérer plus tard, car on trouve aussi des ovules dont le vitellus renferme, soit seuls, soit mêlés aux masses précédentes, de petits corps celluliformes composés d'une couche granuleuse périphérique et d'une partie centrale claire et arrondie, représentant sans doute un noyau (fig. 6). Sous la paroi du follicule qui renferme ces ovules, on trouve de petites cellules libres et isolées ou groupées en plus ou moins grand nombre en amas irréguliers, composés d'une ou plusieurs rangées de cellules. Ce sont les premiers éléments de l'épithélium folliculaire. Par leur taille et leur aspect ils rappellent complètement les petits corps celluliformes de l'intérieur du vitellus, et ils se colorent aussi, comme ceux-ci, d'une manière intense par le picrocarmin. Malgré ces ressemblances, j'aurais hésité à considérer les corps intra-vitellins comme la source des cellules folliculaires, si nous n'avions appris par les observations récentes de MM. Fol, Roule et Sabatier que telle est bien l'origine de ces cellules chez les Ascidies. Mais il y a divergence entre ces auteurs sur le mode de genèse de ces éléments. MM. Fol et Roule admettent qu'ils se forment avec la participation du nucléus et du nucléole, tandisque M. Sabatier les fait naître par génération endogène au sein du vitellus. Mes observations sur le Géophile donnent raison aux deux premiers auteurs, principalement à M. Roule (Compt. rend., T. 96. No. 15. 9 avr. 1883), qui se prononce très affirmativement sur le rôle que le nucléole joue dans la production des cellules folliculaires, tandisque M. Fol ne considère ce rôle que comme probable (Compt. rend., T. 96. No. 22. 28 mai 1883). Ce dernier admet aussi que les cellules folliculaires sont les homologues des spermatoblastes ou cellules mères des zoospermes, et que le corps décrit par moi et d'autres sous le nom de noyau vitellin ou de vésicule embryogène correspond morphologiquement aux éléments précédents. J'avais déjà fait moi-même depuis longtemps cette assimilation de la vésicule embryogène avec un spermatoblaste ou une cellule folliculaire, bien que je me fusse trompé sur son origine réelle, en croyant qu'elle dérivait de l'épithélium du follicule et pénétrait en-

suite dans le vitellus, tandisque c'est l'inverse qui a lieu[7]. Si je pouvais disposer ici de plus d'espace, il me serait facile de montrer que ce corps, qui est bien devéloppé chez les Géophiles (fig. 1, 5, 6, 7, 10, *n*), n'est lui-même qu'un fragment du cordon nucléaire, qui, au lieu de devenir une cellule épithéliale ordinaire, prend dans le vitellus des caractères particuliers en augmentant de volume. Je ne puis m'étendre non plus ici sur le rôle physiologique que j'attribue à cet élément d'après mes nouvelles observations. Il me suffira de dire que je maintiens en grande partie l'exactitude de mon ancienne manière de voir sur sa signification comme centre formateur du germe chez certains animaux. Son homologie, reconnue par M. Fol lui-même, avec les cellules folliculaires de l'ovaire et, par suite, les spermatoblastes du testicule du mâle, justifie cette opinion et lui enlève ce que, au premier abord, elle peut avoir de singulier. J'espère aussi qu'elle rendra plus circonspects les auteurs qui ont si vivement critiqué ma théorie de la préfécondation de l'ovule par un élément ovarien mâle et du développement spontané de l'oeuf chez les animaux parthénogénésiques.

L'influence que le noyau vitellin exerce sur le contenu de l'oeuf se manifeste par les apparences diverses que prend le vitellus au voisinage immédiat de ce corps. On connaît depuis longtemps la zone de protoplasma vitellin dense, homogène ou composée de couches concentriques, qui entoure le noyau vitellin chez certaines Araignées. C'est également à sa surface que se produisent, chez ces animaux et d'autres espèces, les premières granulations vitellines, qui se répandent ensuite dans toutes les parties de l'oeuf. Tous ces effets s'observent aussi chez les Géophiles (fig. 7). J'ai constaté récemment chez ces animaux un autre mode d'attraction du noyau vitellin sur le protoplasma environnant, se manifestant par la production de stries rayonnantes qui donnent lieu à une figure étoilée ou aster dont ce corps occupe le centre, et qui n'est pas moins développée que celles qui se forment autour des noyaux sexuels de l'oeuf, pendant la fécondation, au autour du noyau des sphères de segmentation au moment de leur division fig. 10, *n*).

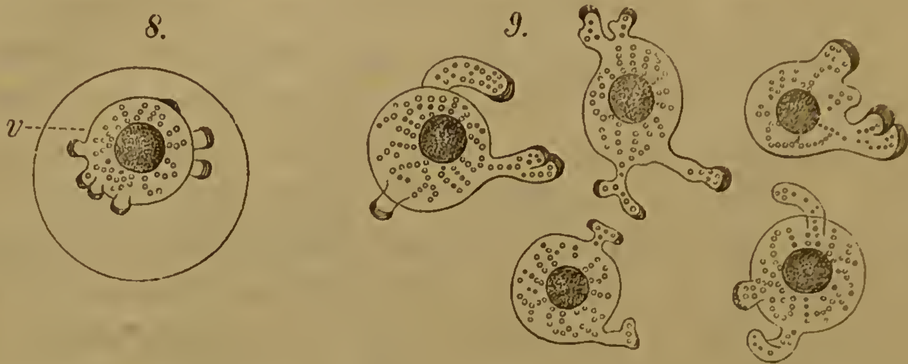
Le *Geophilus longicornis* n'est pas la seule espèce de ce genre où j'aie observé une relation génésique entre les cellules du follicule et le nucléus de l'oeuf. Chez cet animal, on peut considérer ces cellules comme se produisant à l'extrémité d'une sorte de stolon formé par un prolongement du nucléus. Chez le *G. carpophagus*, ces mêmes cellules naissent par un mode de bourgeonnement, qui presente plus de ressemblance avec ce que MM. Fol et Roule ont observé chez les Ascidies.

---

[7] Balbiani, Leçons sur la génération des Vertébrés, 1879, p. 266.

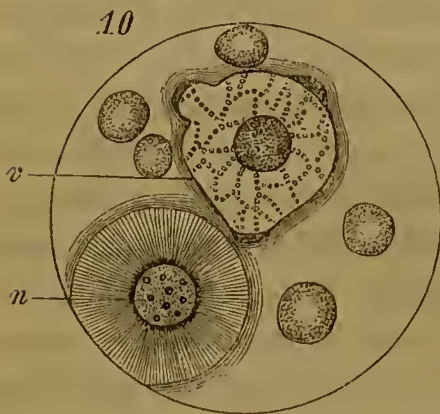
La membrane de la vésicule germinative commence par s'épaissir sur plusieurs points de sa surface. Ces points épaissis s'allongent au dehors et constituent autant de petits culs-de-sacs ou diverticules, dont quelques-uns atteignent une longueur et une largeur considérables. J'en ai

Fig. 8. 9.



compté jusqu'à 6 ou 8 sur une même vésicule (fig. 8, 9, 10, *v*). Il est probable, car je n'ai pas constaté de faits qui me permettent de l'affirmer, que ces diverticules se séparent ensuite du nucléus par étranglement, pour devenir autant de petits noyaux indépendants. Une couche de plasma vitellin dense entoure le nucléus et ses bourgeons, et fournit aux nouveaux noyaux leur corps protoplasmique (fig. 10, *v*). Quant au nucléole, il reste généralement placé au centre du nucléus et ne paraît point participer au processus; par contre, on observe que le reticulum nucléaire envoie des ramifications dans les diverticules du noyau, ou que ceux-ci contiennent au moins quelques microsomes nucléaires.

Fig. 10.



Il est intéressant de constater que Lubbock avait déjà entrevu, dès 1861, le bourgeonnement du nucléus chez les Géophiles. Voici comment il le décrit chez le *G. acuminatus*: »In the smallest eggs the Purkinjean vesicle was round, but in others a little more advanced it exhibited one or two prolongations. What, however, struck me as very interesting, was that the Purkinjean vesicles in several specimens, in which the eggs were rather larger, were no more longer homogeneous, but appeared to consist of two substances, one surrounding the other (Plate XVI, figs. 22—26). The inner portion was generally produced at one or two places; and as the boundary of the outer part was less affected or even quite circular, the inner part passed at these places almost or quite through the outer substance. In some cases the macula also appeared to have undergone subdivision. It appeared to me that portions of the Purkinjean ve-

sicle in this manner gradually separated themselves from the rest. At any rate many of the eggs, at the state when the yelk was beginning to become dark and granular, contained one, two, or three patches, which were apparently detached portions of the Purkinjean vesicle[8]«.

Je termine par une dernière conclusion que je tire des travaux des auteurs précités sur l'origine intra-ovulaire des cellules du follicule. MM. Fol et Sabatier croyent s'être assurés que ces cellules ont le même mode de provenance chez un grand nombre d'Invertébrés et de Vertébrés. Or nous avons vu plus haut que le noyau vitellin n'est autre chose qu'une cellule du follicule qui s'est différenciée des autres au sein du vitellus. Ces auteurs confirment donc, par voie indirecte, mes assertions, souvent contestées[9], touchant la nature de ce corps, envisagé comme un élément ovarien bien défini, et sa présence chez les animaux supérieurs et l'espèce humaine.

Paris, 1er novembre 1883.

---

8 Lubbock, On the Generative Organs and the Formation of the Egg in the Annulosa. Philos. Transact. 1861, p. 609.

9 Voir entre autres le dernier travail paru sur ce sujet: Schütz, Über den Dotterkern, dessen Entstehung, Structur, Vorkommen und Bedeutung. Diss. inaug. Bonn, 1882.